

ПЯТАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ  
(Доклады)

Издательство Московского университета  
1973

## ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

С.С.Шварц

(Институт экологии растений и животных,  
г.Свердловск)

1. Согласно традиционным представлениям, обоснованным трудами Лэка, Ориенса и др. исследователей, содержание эволюционной экологии сводится к изучению возникновения и развития экологических адаптаций, к исследованию эволюционной обусловленности экологической специфики отдельных видов и внутривидовых форм. Это направление исследований имеет большое практическое и теоретическое значение.

В частности, в настоящее время представляется особенно важным определение истинного масштаба изменений свойств животных в природных условиях под непосредственным влиянием среды обитания. В качестве иллюстрации достаточно указать, что вызванное изменением кормового рациона или температуры изменение скорости роста в разные периоды развития животного ведет к кардинальным изменениям пропорций его тела и конституциональных особенностей, изменяющих отношение животных к среде обитания со всеми вытекающими отсюда эволюционными следствиями. Нарушение нормального кормового режима беременных и лактирующих самок, а также молодняка на ранних стадиях развития, которые не ведут к видимым морфофизиологическим изменениям (скрытое недоедание) имеют следствием необратимое снижение веса головного мозга, уменьшение размеров его клеток, снижение индекса протеин/ДНК, общее снижение содержания ДНК, изменение содержания протеинов и числа клеток в разных отделах мозга, изменение активности ферментов, ответственных за инкорпорирование сульфатидов в мозге, скопление абсолютного и относительного содержания глюкозы в тканях мозга и т.п. До тех пор, пока экология не научится фиксировать и оценивать непосредственное влияние среды на организм животных в их естественной среде обитания с ме-

обходимой точностью, истинные причины преобразования популяций не могут быть вскрыты с нужной для теории и практики достоверностью.

На наш взгляд решение задачи должно идти двумя путями:

1) сравнительное биохимическое и морфофизиологическое изучение экологически различных форм вида, проведенное в лабораторных условиях на уровне, соответствующем современному уровню специальных дисциплин и 2) углубление метода морфофизиологических индикаторов, позволяющее оценивать реакцию животных на изменение природной среды с большей разносторонностью, чем это сделано до сих пор.

Исследования, проведенные в указанном плане позволяют в полной мере оценить биологическое своеобразие форм, возникших в процессе приспособления к разным условиям среды и оценить возможный диапазон их генетической и фенотипической изменчивости. По понятным причинам накопление подобных данных имеет решающее значение в развитии эволюционной теории.

2. Второе направление эволюционной экологии, кажущееся мне наиболее важным и перспективным, заключается в изучении экологических механизмов эволюционного процесса.

Исходные положения, на которых основываются развивающиеся нами представления об экологических механизмах эволюционного процесса сводится к следующему.

Начальный этап эволюционного процесса заключается в необратимом приспособительном преобразовании популяций.

Популяция есть форма существования вида, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная приспособительно реагировать на изменения внешней среды. Способность к неограниченно длительному самостоятельному существованию - основное свойство популяции; оно определяет генетическую и морфофизиологическую специфику любой популяции вида. Группа смежных популяций образует географическую форму, характеризующуюся общими морфофизиологическими и экологическими особенностями. Подвид - это географическая форма, обладающая необратимыми морфофизиологическими особенностями, определяющими специфику реакции на изменение среды. Специ-

Фика подвида заключается в своеобразии его эволюционной судьбы.

Способность популяции поддерживать свою численность в состоянии динамического равновесия, несмотря на изменение внешней среды, определяется приспособительными гомеостатическими реакциями отдельных особей, динамикой экологической структуры популяции и изменением ее генетического состава. Колебания качества популяции - столь же характерный ее атрибут, что и колебание численности. Обратимые изменения генетического состава популяции - закономерное явление; оно не является микроэволюционным процессом и должно рассматриваться как одно из проявлений популяционного гомеостаза - гомеостатическое преобразование генетического состава популяций.

Морфофизиологическое своеобразие популяций проявляется в любых признаках и свойствах животных. Любая популяция вида - морфофизиологически специфична. Генетическая природа различий между популяциями различна (фенотипические различия, моногенная и полигенная детерминация), но в большинстве случаев различия между популяциями определяются комплексом генетических механизмов.

В отличие от гомеостатических изменений генетической структуры популяций, начальные стадии микроэволюционного процесса характеризуются необратимым преобразованием популяций.

Необратимость внутривидовых преобразований определяется в конечном итоге не морфофизиологическими и генетическими особенностями популяций (степень морфофизиологических различий, степень генетической дифференциации), а их особенностями экологическими, изменением нормы реакции на изменение внешней среды. На этой основе развиваются своеобразные морфо-генетические реакции животных, делающие возврат к исходной форме не только практически, но и теоретически невозможным (необходимость микроэволюционных преобразований). Подвиды - это географические формы, в которых материализуется микроэволюционный процесс.

В настоящее время генетическое своеобразие любой популяции вида доказано строгими иммунологическими исследованиями. Показано также, что под влиянием стабилизирующего отбора раз-

вление генетически не тождественных популяций в сходной среде обитания ведет к нарастанию генетических различий, которые в определенных условиях могут привести к появлению видов - двойников (Шварц, 1972).

Непременное условие поддержания жизнеспособности популяции в изменяющихся условиях среды - высокая степень ее генетической разнородности.

Поддержание генетической разнородности популяций обеспечивается экологическими механизмами (различный образ жизни разных внутрипопуляционных групп животных, строгие закономерности формирования пар, разная скорость полового созревания самцов и самок, разное соотношение полов в разных возрастных группах животных и др.).

Общие принципы действия экологических механизмов поддержания генетической разнородности популяций: развиваясь в разных условиях существования, внутрипопуляционные группы животных подвергаются различным силам отбора; их генетическая структура неизбежно становится различной; при совмещении в единой популяции генетически различных групп животных общий генофонд популяции обогащается и непрерывно поддерживается на высоком уровне разнородности. Необратимое обеднение генофонда популяции с нормальной экологической структурой мало вероятно.

Случайное (не контролируемое естественным отбором в различных его формах) обеднение генофонда популяции возможно только в так называемых "эволюционных ловушках", при изоляции небольшой группы животных - основателей новой популяции - в условиях обединенных (упрощенных) биоценозов и ведет к эволюционным тупикам.

При резком снижении численности (возможное обеднение генофонда, гомозиготизация популяции) экологические механизмы поддержания генетической разнородности популяции работают с особой эффективностью (популяция восстанавливается за счет размножения животных, прошедших свое развитие в резко различных условиях среды).

Специальные исследования, проведенные в последние годы (Шварц, Пистолова, 1970, 1971, 1972) показали, что выделяемые во внешнюю среду продукты жизнедеятельности животных ("мета-

"солиты") работают в качестве сигналов, регулирующих скорость их роста, развития и размножения. Специфичность метаболических сигналов (их химическая природа для ряда форм определена) приводит к тому, что при изменении среды, вызывающем снижение численности популяции, обеспечивается максимальная генетическая гетерогенность оставшихся в живых животных. Изучение экологических механизмов поддержания генетической разнородности популяции - важнейшая задача эволюционной экологии.

3. Основа микрозволюционного процесса - необратимое преобразование генетической структуры популяций. Наряду с естественным отбором, важнейшей движущей силой эволюции являются экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций.

Общий принцип действия экологических механизмов преобразования генетической структуры популяций: изменение экологической структуры популяции с неизбежностью закона влечет за собой изменение ее генетического состава. Эта важнейшая закономерность является следствием различной генетической структуры любых внутрипопуляционных групп животных.

Так как своеобразие генетической структуры внутрипопуляционных групп животных определяется естественным отбором, то и экологические механизмы преобразования генетической структуры популяций можно рассматривать как своеобразную опосредованную экологической структурой популяций, форму естественного отбора. Однако принципы действия разных форм естественного отбора резко различны. Поэтому выделение экологических механизмов преобразования генетической структуры популяции в качестве самостоятельного фактора эволюции оправдано и по существу, и с терминологической точки зрения.

Экологические механизмы эволюционного процесса проявляются в трех важнейших формах, основанных на изменении возрастной структуры популяции (возрастной отбор), изменении численности (неизбирательная элиминация) и изменение пространственной структуры популяций.

Под возрастным отбором понимается резкое изменение возрастной структуры популяции, происходящее при изменении условий среды. В результате возрастного отбора общая генетическая структура популяции резко изменяется, происходит быстрая моби-

лизация резервов генетической изменчивости популяции, служащая предпосылкой для дальнейших направленных преобразований популяции под действием естественного отбора. Скорость эволюционных преобразований, происходящих под влиянием возрастного отбора, многократно превосходит максимальную скорость микрэволюции под влиянием естественного отбора. Во многих случаях возрастной отбор успешно работает в условиях, когда обычна форма естественного отбора бессильна. Изменение условий среды, снижающее давление естественного отбора, может привести к особо эффективному действию возрастного отбора и быстрым эволюционным преобразованиям. Это объясняет многие парадоксальные случаи быстрой эволюции.

Резкие изменения численности - важнейший фактор преобразования популяций. В противоположность почти общепризнанным представлениям, неизбирательная элиминация, как правило, оказывает на экологическую структуру популяции строго избирательное действие, преобразует ее в определенных направлениях, соответствующих общим изменениям условий среды.

Направленное действие неизбирательной элиминации определяется резкими экологическими различиями между разными возрастными группами животных и животными разных микропопуляций, с одной стороны, и сезонностью действия факторов элиминации - с другой (неизбирательная элиминация действует на фоне определенной возрастной структуры). Это делает изменение экологической структуры популяции при резком снижении численности неизбежным. Соответственно изменяется и генетический состав популяции. Неизбирательная элиминация, подобно возрастному отбору, содействует быстрой мобилизации генетических резервов популяции и, как правило, является сильнейшим фактором ее приспособительной эволюции.

Резкое снижение численности популяции в результате неизбирательной элиминации может дать начало случайному (неприспособительному) направлению эволюции лишь в крайне обедненных биоценозах (ослабление борьбы за существование). Преобразование популяций в этих условиях служит удобной естественной моделью эволюционного процесса, но магистральный путь эволюции определяется иными механизмами.

Динамика пространственной структуры популяции (или группы смежных популяций) - один из важнейших механизмов приспособления вида к изменяющимся условиям среды. Сложная пространственная структура защищает популяцию от случайного обеднения ее генофонда, и, вместе с тем, создает условия для быстрого приспособительного преобразования ее генетической структуры.

Временная изоляция структурных подразделений популяции в период депрессии численности и последующее их воссоединение в единое целое - всеобщее явление. Нередко в этот процесс вовлекаются и соседние самостоятельные популяции. В подобных случаях группы смежных популяций эволюционируют как единое целое.

Случайное нарушение генофонда временно изолированных структурных подразделений популяции, подчиняющееся законам генетико-автоматических процессов, восстанавливается при их воссоединении (обычно в период пика численности вида). Это ограничивает действие генетико-автоматических процессов, обеспечивает поддержание генофонда популяции в состоянии динамического равновесия.

Отдельные поселения вида, развивающиеся в условиях временной изоляции, подвергаются сходным (но не вполне тождественным) силам отбора. При изменении условий среды они претерпевают сходные параллельные изменения, детерминированные разными генетическими механизмами. (Экологические механизмы преобразования популяций обеспечивают их изменение за краткий период изолированного развития). Последующее воссоединение микропопуляций, обладающих сходными морфофизиологическими особенностями различной генетической природы, приводит к усилению фенотипического проявления их характерных особенностей (в случаях аддитивного действия генов) или к появлению популяций, отличающихся новыми признаками. Это, в конечном итоге, резко увеличивает эффективность действия естественного отбора. Этот механизм может обеспечить прогрессивное развитие популяции при резком снижении давления отбора или даже после прекращения его действия. Это делает понятным многие загадочные случаи развития отдельных признаков животных "за пределы полезности". Этот механизм объясняет также многие случаи усиления изменчивости в направлении отбора. Отбор сам создает условия для повышения эффек-

тивности своего действия. Совместное действие разных форм естественного отбора (в том числе и экологических механизмов преобразования популяций) обеспечивает быстрые микрозволюционные изменения. Показано, что изменения микрозволюционного масштаба могут произойти в течение жизни одного поколения животных.

Указанные положения были сформулированы мной в 1969 г. на основе анализа данных, накопленных в нашей лаборатории при изучении конкретных популяций многих видов животных. В последующие годы рядом авторов были проведены специальные наблюдения на амфибиях, моллюсках, насекомых и грызунах, которые полностью подтвердили и конкретизировали наши теоретические предположения. Это дало основания для постановки экспериментов по направленному изменению генетического состава природных популяций амфибий и моллюсков (Шварц, Ищенко, Хохуткин). Эксперименты показали, что изменение экологической структуры популяции, вызванное простейшими методическими приемами, имеет следствием направленное и предсказуемое изменение генетического состава крупных хорологических подразделений популяции. Сейчас задача состоит в том, чтобы вызвать соответствующие изменения в популяции в целом. Когда эта задача будет решена, мы будем иметь право утверждать, что метод направленного изменения генетической структуры популяций, а, следовательно, и метод управления микрозволюционным процессом разработан.

Рассматриваемый вопрос приобретает особую актуальность в силу неуклонного возрастания антропогенного влияния на развитие природы.

Воздействие человеческой деятельности на природные экологические системы заключается в изменении структуры биогеоценозов и численности отдельных видов. Различные проявления этих процессов достаточно хорошо изучены, по крайней мере на феноменологическом уровне. Однако до сих пор почти не учитывалось, что изменение среды, в особенности связанное с внесением в нее химических веществ, обладающих мутагенным действием или локальное повышение фона проникающей радиации, вызывает повышение изменчивости организмов, следствием чего является возникновение форм с новыми свойствами. Этот процесс по существу не изучен,

но хорошо известное следствие применения ядохимикатов (возникновение ядостойких форм) не позволяет сомневаться в его реальности. Анализ этих явлений приводит к заключению, что эволюционное преобразование популяционных свойств животных происходит со скоростью, которую не учитывают господствующие в настоящее время эволюционные представления.

Изменение экологической структуры популяции (в том числе и изменение численности) ведет не только к генетическому дрейфу, к случайному изменению частоты встречаемости разных генотипов, но и к направленному преобразованию генетического состава популяции (экологические механизмы эволюционного процесса). Всестороннее изучение этих закономерностей создает предпосылки к разработке теории управления качественным составом популяции, что, по понятным причинам, будет означать принципиальный прогресс не только в природопользовании, но и в ряде производств, оказывающих на состояние природной среды особо сильное воздействие. Можно полагать, что изучение экологических механизмов эволюционного процесса, исследование взаимосвязи между экологической и генетической структурой популяции животных явится новым и интенсивно развивающимся разделом эволюционной экологии, итогом которой явится создание развернутой теории управления не только количественным, но и качественным составом популяций, а в обозримый период времени (1980-1990) к разработке конкретных методов направленного изменения экологической и генетической структуры природных популяций важнейших видов.

### Литература

- БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А.В. Биохимические факторы естественного отбора у растений. - Ж.общ.биол., 1945, т.6, № 4.
- ГИЛЯРОВ М.С. Вид, популяция и биоценоз. - Зоол.ж., 1954, т.33, № 4.
- ДУБИНИН Н.П. и ТИНЯКОВ Г.Г. Климат и распространение инверсий по ареалу вида (*Drosophila funebris*).- Докл. АН СССР, 1947, т.56, № 9.
- КАЛАБУХОВ Н.И. Сохранение энергетического баланса организма как основа адаптации. - Ж.общ.биол., 1946, т.7, № 6.
- КАЛАБУХОВ Н.И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, 1950. (Харьковский ун-т).
- МАШКОВЦЕВ А.А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. - Тр.лабор.экологической морфологии АН СССР, 1935, т.2, № 3.
- НАУМОВ Н.П. Пространственные особенности и механизм динамики численности наземных позвоночных. - Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., Изд-во АН СССР, 1964.
- НАУМОВ С.П. Эколого-географическая дифференцировка населения промысловых видов млекопитающих Якутии. - Бюлл.МОИП, отд.биол., 1966, т.71, вып.6.
- НИКОЛЬСКИЙ Г.В., ПИКУЛЕВА В.А. О приспособительном значении амплитуды изменчивости видовых признаков и свойств организмов. - Зоол.ж., 1958, т.37, вып.7.
- ПАВЛОВ Б.К. и СМЫШЛЯЕВ М.И. Промысел белки и изменение структуры популяции. - Материалы Всесоюзного научно-производственного совещания по белке. Киров, Изд-во Центросоюз, 1967.
- СЕВЕРЦОВ С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция. Изд-во АН СССР. М-Л.. 1941.
- ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В. О полиморфизме.- Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция. Тезисы докладов Совещания по внутривидовой изменчивости и микроэволюции. Свердловск., 1964.
- УШАКОВ Б.П. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида. - Зоол.ж., 1955, т.34, № 3.

ШАПОШНИКОВ Г.Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида. - Энтомол. обзорен. 1966, т.45, № I.

ШВАРЦ С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Тр. ин-та биологии УФАН СССР, 1959, № II.

ШВАРЦ С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции (теоретический анализ проблемы). - Зоол.ж., 1965, т.44, № 10.

ШВАРЦ С.С. Эволюционная экология животных. Изд-во РИСС УФАН СССР, Свердловск, 1969.

КИРПИЧНИКОВ В.С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции. - Успехи соврем.биол., 1972, т.74, 2, 231 - 246.

KING C.E., ANDERSON W.W. Age-specific selection. II. The interaction between r and K during growth. - Amer. Naturalist, 1971, 105, 942, 137-156.

LA CK D. Evolutionary ecology. - J.Appl.Ecol., 1965, v.2, n 2.

LERNER I.M. Ecological genetics (Synthesis). - Genet. Today, v.2, Pergamon Press, 1965.

ORIANS G. Natural selection and ecological theory. - Amer. Naturalist, 1962, v.96, n.890.

PETRUSEWICZ K. Teoria evolucji Darwina jest teoria ekologiczna. - Ecol.polska, 1959, A 5, n. 4.

ROUGHGARDEN J. Density-dependent natural selection. - Ecology 1971, 52, 3, 453-468.

VALEN L. van. Group selection and the evolution of dispersal - Evolution, 1971, 25, 4, 591-598.